

濒危种观光木小枝生物量分配与功能性状的纬度变异规律及其影响因素

蒙 检¹, 罗应华^{1,2*}, 于 瀛¹, 刘朝阳¹, 林建勇³

(1. 广西大学 林学院, 南宁 530004; 2. 广西大学林学院广西森林生态与保育重点实验室, 南宁 530004; 3. 广西壮族自治区林业科学研究院, 南宁 530002)

摘要: 本研究以濒危物种观光木 (*Tsoongiodendron odorum*) 为研究对象, 通过测定广西地区 5 个不同纬度上观光木当年生小枝及叶片功能性状, 探讨观光木当年生枝条生物量的分配规律和叶片功能性状的变化规律及其影响因素。结果表明: (1) 随着纬度的增加小枝总重和总叶重总体呈异速生长关系, 其生物量更多的趋于对小枝的构建。(2) 观光木叶功能性状呈现一定规律: 从南向北随纬度的增加, 其叶面积、叶重呈逐渐降低的趋势, 叶厚度、叶干物质含量、气孔长、气孔大小、气孔密度呈逐渐上升的趋势, 比叶面积、叶含水率、气孔宽先增大后减小, 总体呈逐渐减低的趋势, 叶组织密度先减小后增大, 反映观光木可通过叶片形态可塑性以应对地理环境的变化。(3) 比叶面积与叶含水率呈显著正相关, 与叶鲜重、叶干物质含量、气孔密度呈显著负相关; 叶干物质含量与叶含水率呈显著负相关, 反映观光木可通过叶片性状组合的调整和平衡以响应环境变化。(4) CCA 分析显示, 坡度是影响观光木功能性状的最显著变量, 年平均温度对观光木功能性状也具有显著影响, 年均降水量和相对湿度对植物功能性状具有一定的强度的影响, 但不起显著作用, 观光木功能性状主要受坡度和年平均温度环境因子影响。研究结果有助于理解观光木对环境的适应特征, 其对纬度变异的响应机制等具有重要意义。

关键词: 小枝, 纬度, 生物量分配, 功能性状, 环境因子

Latitudinal variation of branchlet biomass allocation and functional traits of endangered species *Tsoongiodendron odorum* and its influencing factors

MENG Jian¹, LUO Yinghua^{1,2*}, YU Ying¹, LIU Zhaoyang¹, Lin Jianyong³

(1. College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China; 2. College of Forestry, Guangxi University, Guangxi key laboratory of forest ecology and conservation, Nanning 530004, China; 3. Guangxi Forestry Research Institute, Nanning 530002, China)

Abstract: In this study, the functional traits of annual branchlets and leaves of *Tsoongiodendron odorum*, an endangered species, were sampled and measured along five different latitude gradients in Guangxi. The variation of biomass distribution and leaf functional traits along the latitude gradient were discussed. The results were as follows: (1) The total branchlet weight and total leaf weight tends to allometric growth relationship with the increase of latitude, and its biomass tends to the construction of branchlets. (2) The functional traits of the leaves showed the same pattern:

收稿日期: 2021-01-03

基金项目: 国家自然科学基金 (31200330); 南宁树木园优质用材树种科研项目培育与深化资助 [Supported by the National Natural Science Foundation of China (31200330); Nanning Arboretum High-Quality Timber Tree Species Research Program Cultivation and Deepening].

作者简介: 蒙检 (1995-), 男 (侗族), 广西桂林人, 硕士研究生, 主要从事森林生态学研究, (E-mail) 812107833@qq.com.

***通信作者:** 罗应华, 博士, 副教授, 主要从事生物多样性研究, (E-mail) liliaceaeluo@163.com.

increases with latitude from south to north, its leaf area, and leaf mass decreases with increasing latitude; leaf thickness, leaf dry matter content, stomatal length, stomatal area, stomatal density showed a trend of gradual increase; specific leaf area, leaf water content and stomatal width increase at first and then decrease, and overall showed a trend of gradual decrease, leaf tissue density decreases and then increases, indicated that *T. odorum* can respond to changes in the geographical environment through the plasticity of the leaf shape. (3) Specific leaf area was significantly positively correlated with leaf moisture content, but negatively correlated with leaf fresh weight, leaf dry matter content, and stomatal density. There was a significant negative correlation between leaf dry matter content and leaf water content, which means that *T. odorum* could respond to the change of geographical environment by adjusting and balancing the character combination of leaves. (4) CCA analysis shows that slope is the most significant variable affecting the functional traits of *T. odorum*, the mean annual temperature also has a significant impact on the functional traits of *T. odorum*, the mean annual precipitation, and relative humidity have a certain intensity effect on plant functional traits, but not significantly. The functional traits of *T. odorum* are mainly affected by environmental factors such as slope and mean annual temperature. The research results are helpful to understand the adaptation characteristics of *T. odorum* to the environment, and its response mechanism to latitude variation is of great significance.

Key words: twig, latitude, biomass allocation, functional traits, environmental factors

植物与环境之间的相互关系一直以来都是生态学研究的核心问题之一。植物通过对小枝、叶片和一些性状的调节形成对环境变化的适应。植物小枝生物量分配的权衡,影响小枝结构构建、养分的传输及吸收效率,反映了植物生活史进化的生态策略(Sun et al., 2006; Dai et al., 2020)。生境变化对植物的分布规律、功能性状乃至生态系统功能等方面产生重大影响(Collins et al., 2016)。

植物叶片具有很大的表型可塑性,叶片形态和解剖结构特征随着光照、水分和温度等环境因素的变化而形成不同类型的适应性(Niu et al., 2018)。植物叶功能性状是决定植物生理生化循环的关键因素(Osnas et al., 2013; Roa-Fuentes et al., 2015),它与植物对资源的获取和利用密切相关(Zirbel et al., 2017)。植物各功能性状不是独立发挥作用的,各性状间存在一定的相关性(何念鹏等, 2018a)。揭示各性状间的关联性,有助于了解植物适应外界环境生长、生存的策略(Guittar et al., 2016)。当年生小枝是植物分枝系统中最具有活力的部分,植物叶片和果实大都生长在这些小枝(Twig)上,研究其特性对于理解植物生理生态变化和植物的生活史策略具有重要意义(杨冬梅等, 2011)。植物通过权衡资源配置策略,以适应不同生长发育阶段需要,使有限资源倾向于收益和成本较高的特性(陈莹婷和许振柱, 2014)。此前有关环境因子对植物叶片功能性状影响的研究主要集中在群落尺度上(Petter et al., 2015; Weng et al., 2017),然而忽略了种内性状变异(Petter et al., 2015)。大量前期研究表明,物种间各功能性状存在显著差异,同种植物的功能性状变异同样不可忽视(郭卫红等, 2017)。

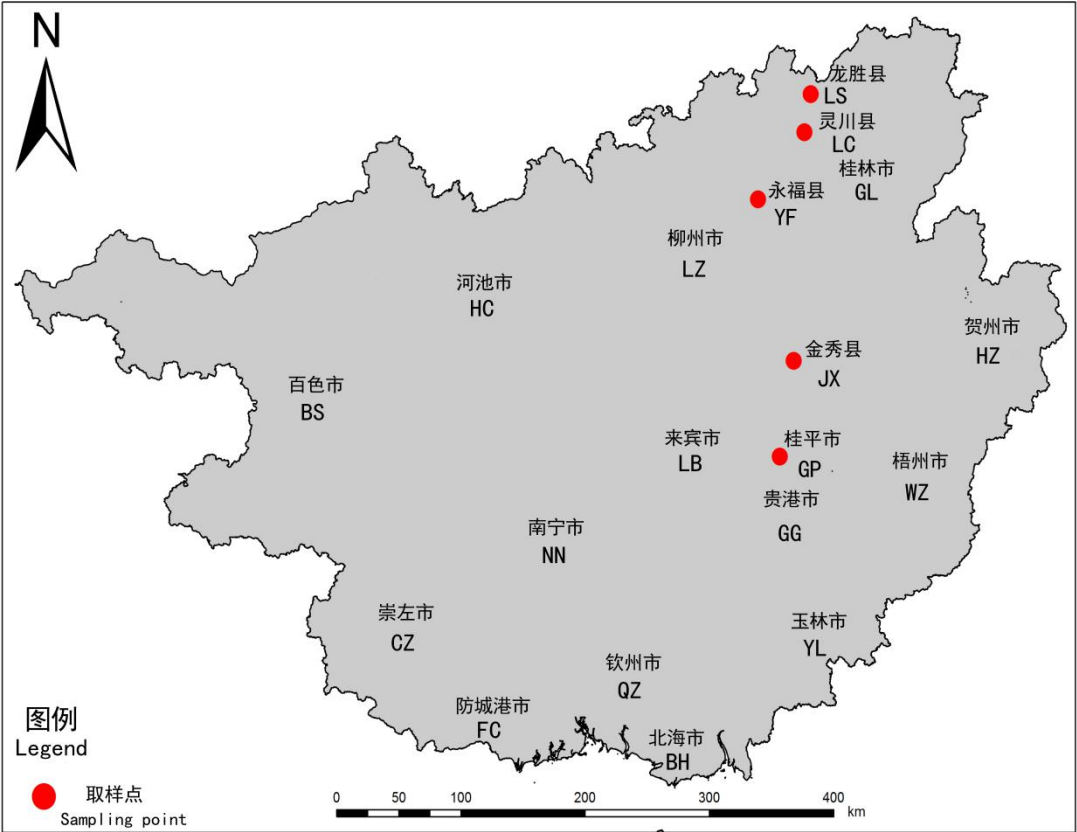
观光木(*Tsoongiodendron odorum*),为木兰科的单属种,是中国特有的古老孑遗树种,零星分布于云南、广西、广东等省区海拔 500~1 000 m 常绿阔叶林中,适宜生长于温暖湿润气候、深厚肥沃土壤。随着森林破坏及乱砍乱伐,观光木野外种群数量减少,已被列入国家珍稀濒危二级保护植物。有关观光木的研究主要集中在育苗栽培(欧斌等, 2017)、净光合速率(陈凯等, 2019)等方面,但有关观光木功能性状方面研究目前还未见相关文献报道。为此,本研究以广西区内 5 个不同纬度自然生长的成年观光木为研究对象,分析其一年生小枝生物量分配与功能性状的纬度变异规律,以期解决以下几个问题:(1)不同纬度下,观光木的小枝生物量具有何种分配模式?(2)不同纬度间叶片主要功能性状是否存在差异且

存在一定的规律？（3）叶片主要功能性状之间存在何种关系、主要功能性状受何种环境因子影响？研究结果有助于理解观光木对环境的适应特征，其对纬度变异的响应机制等具有重要意义。

1 研究地区与研究方法

1.1 样品采集区概况和地理环境因子数据的获取

选取广西区内 5 个不同纬度梯度的自然生长的观光木进行研究（图 1），其地理分布范围（23.52°~25.89° N、109.99°~110.21° E）从南向北依次是桂平市（GP）、金秀县（JX）、永福县（YF）、灵川县（LC）、龙胜县（LS），该区域属于亚热带季风气候，夏季炎热多雨，冬季温暖少雨，由南向北呈现明显的温度梯度和降水梯度变化，年均温为 17.6-21.4℃，最冷月 1 月份平均气温 7.9~13℃，最热月 7 月份平均气温 24.3-29.5℃。年平均降水量一般在 1 534.7-1 992.6 mm 之间。全年平均无霜期为 345 d，各个采样地的基本环境概况见表 1，气象数据来源于国家气象局气象数据中心（<http://data.cma.cn/>）。在样品采集过程中，利用手持 GPS 测定各样地所处的经度、纬度，用坡度仪测量坡度，同时用冠层分析仪测量郁闭度。



GP. 桂平市；JX. 金秀县；YF. 永福县；LC. 灵川县；LS. 龙胜县；GL. 桂林市；LZ. 柳州市；HZ. 贺州市；WZ. 梧州市；LB. 来宾市；GG. 贵港市；YL. 玉林市；NN. 南宁市；QZ. 钦州市；BH. 北海市；FC. 防城港市；HC. 河池市；BS. 百色市；CZ. 崇左市。下同。

GP. Guiping City; JX. Jinxiu County; YF. Yongfu County; LC. Lingchuan County; LS. Longsheng County; GL. Guilin City; LZ. Liuzhou City; HZ. Hezhou City; WZ. Wuzhou City; LB. Laibin City; GG. Guigang City; YL. Yulin City; NN. Nanning City; QZ. Qinzhou City; BH. Beihai City; FC. Fangchenggang City; HC. Hechi City; BS. Baise City; CZ. Chongzuo City. The same below.

图 1 观光木采样点分布图
Fig.1 The distribution of *Tsoongiodendron odorum* sampled sites

表 1 研究地地理环境概况
Table 1 Geographical environment of provenances

地点 Site	代号 Code	生境 Habitat	经度 Longi- tude (°)	纬度 Latitude (°)	年均温 Mean annual temperature (°C)	年均降水量 Mean annual precipitation (mm)	坡度 Slope (°)	郁闭度 Crown density (%)	相对湿度 Relative humidity (%)
桂平市 Guiping City	GP	河岸 River bank	109.99	23.52	21.40	1 726.70	26.33	50	80
金秀县 Jinxiu County	JX	河岸 River bank	110.09	24.14	17.46	1 722.20	11.67	76	82
永福县 Yongfu County	YF	林地 Forestland	109.83	25.20	19.20	1 963.90	28.33	57	76
灵川县 Lingchuan County	LC	水源保护区 water source protection area	110.16	25.63	19.40	1 992.60	34.33	77	75
龙胜县 Longsheng County	LS	河岸 River bank	110.21	25.89	18.33	1 550.50	60.00	70	90

1.2 样品采集和处理

2019 年 7 月，于各天然分布点，分别选取 3 株长势良好的成年观光木，在每株标准木的东、南、西、北 4 个方向，截取冠层全光照下具有完好成熟叶片的 4 个当年生小枝。小枝样品放入密封袋并编号，立即放入有冰袋的保温箱中，在黑暗的环境中储藏 12 h，将样本带回室内实验室，对叶片、小枝进行分离。从密封袋中随机选取健康完整的 11 片完全展开、大小相似、未受损的健康叶片，并对叶片进行标记编号，其中 10 片用于测量叶性状指标，1 片用来测气孔性状。

1.3 叶片功能性状测定

(1) 用 CanoScan LiDE 300 扫描仪结合 Photoshop 测定其叶面积 (leaf area, LA)。用精度为 0.01mm 的电子游标卡尺在叶片非叶脉的前、中、末端分别测量叶片厚度 (leaf thickness, LT)，取平均值作为叶厚度。用电子天平称量叶鲜量 (leaf fresh weigh, LFW)，精确到 0.01 g，将取出的叶片放入 70 °C 烘箱内烘干至恒重后，称量干重 (leaf dry weight, LDW)。同时也将枝条样品烘干至恒重，得出总叶片干重 (total lamina mass, TLM)、(小枝上全部叶片和叶柄的总干重)、小枝干重 (twig mass, TM)。

(2) 植物叶片性状包括比叶面积 (specific leaf area, SLA)、叶干物质含量 (leaf dry matter content, LDMC)、叶含水率 (leaf water content, LWC) 和叶组织密度 (leaf tissue density, LTD)。

(3) 气孔属性性状包括气孔长度 (stomatal length, SL)、气孔宽度 (stomatal width, SW)、气孔大小 (stomatal area, SA)、气孔密度 (stomatal density, SD)。测定具体步骤为：将无色指甲油均匀涂抹于叶片背面 (大约 1 cm²，注意避开叶脉)，待其风干后用透明胶带粘住指甲油涂抹部分并取下铺展在载玻片上制片，采用光学显微镜在 40 倍物镜和 10 倍目镜下观察并拍摄图片，每一样品随机选择 3 个视野记录气孔数目，根据视野内的气孔数量计算 SD。同时每个视野图片中随机选择 3 个气孔，利用 ImageJ 1.8 软件分析测定气孔长度、气孔宽

度，本文以气孔器保卫细胞的长轴长度（ μm ）和短轴长度（ μm ）代表气孔长度和宽度、气孔面积代表气孔大小。

各性状的计算公式如下：

比叶面积（SLA, $\text{m}^2\cdot\text{kg}^{-1}$ ）=叶面积/叶干重

叶干物质含量（LDMC, $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ）=叶干质量/叶饱和鲜重

叶含水率（LWC, %）=（叶鲜重-叶干重）/叶鲜重 $\times 100\%$

叶组织密度（LTD, $\text{mg}\cdot\text{mm}^{-3}$ ）=叶干重/（叶面积 \times 叶厚度）

1.4 数据处理

采用 R 3.5.1 进行数据统计分析，利用单因素方差分析（one-way ANOVA）和 LSD 法进行多重比较（ $\alpha = 0.05$ ），分析观光木 5 个天然分布点的各性状差异显著性以及不同纬度梯度上功能性状的差异性。用 Pearson 法对各功能性状间关系进行相关分析，同时使用 R 3.5.1 软件的“vegan”包进行典型相关分析（CCA），分析功能性状与环境因子的关系。采用异速生长方程对当年生小枝和枝条上总叶片生物量分配进行描述，表达式 $y = bx^a$ ，对数转化为 $\lg y = \lg b + a \lg x$ ，其中 x 与 y 表示 2 个特征参数，利用 $\lg x$ 和 $\lg y$ 作图； b 为异速生长常数； a 为异速生长指数，即线性关系的斜率（当 $a = 1$ 时为等速生长， $a \neq 1$ 时为异速生长），使用 R 3.5.1 的“smatr”包进行标准化主轴回归分析（standardized major axis, SMA）（Warton et al., 2006）。分析纬度变化过程中小枝功能性状间的异速生长关系，通过观光木当年生小枝和小枝总叶片生物量特征值即小枝和总叶片的干重，计算出异速指数，并通过 Warton（Warton & Weber, 2002）的方法对斜率进行异质性检验。采用 R 3.5.1 和 SigmaPlot 10.0 绘制图像。文中数据为平均值 \pm 标准差。

2 结果与分析

2.1 小枝功能特征与异速生长关系

各研究地区中，GP、JX、YF、LC、LS 观光木当年生小枝干重和枝条上的总叶片干重如表 2 所示。

表 2 小枝生物量分配

Table 2 Biomass allocation at twig level

地点	纬度	海拔	小枝干重	总叶片干重
Site	Latitude	Altitude	Twig mass	Total lamina mass
	($^{\circ}$)	(m)	(g)	(g)
桂平市	23.52	380	2.07 ± 1.25	5.04 ± 2.03
GP				
金秀县	24.14	510	1.12 ± 0.60	5.10 ± 2.13
JX				
永福县	25.20	474	0.51 ± 0.26	2.35 ± 0.86
YF				
灵川县	25.64	300	0.71 ± 0.20	2.74 ± 0.64
LC				
龙胜县	25.89	345	0.74 ± 0.28	2.99 ± 0.82
LS				

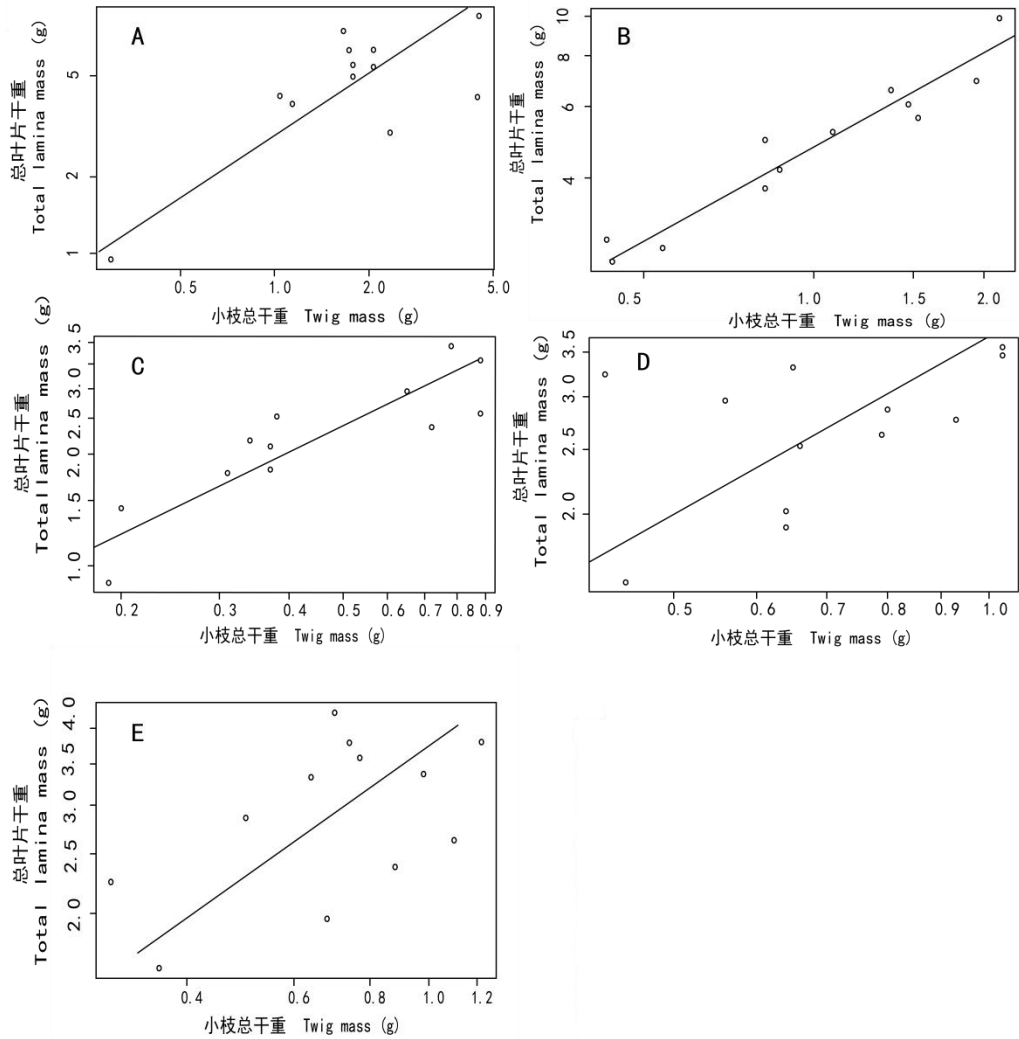
注：字母缩写见表 1 代号。下同。

Note: Letter abbreviations see Table 1. The same below.

从南向北在不同纬度上，观光木小枝与总叶片生物量分配的回归参数如表 3 所示，GP 小枝重与总叶重的异速生长指数为 0.81（95% CI=0.52-1.28），显著小于 1.0（ $P=0.005$ ）（图 2: A）； JX 小枝重与总叶重的异数生长指数为 0.77（95% CI=0.64-0.93），显著小于 1.0（ $P<0.001$ ）（图 2: B）； YF 小枝重与总叶重的异数生长指数为 0.74（95% CI=0.53-1.03），显著小于 1.0（ $P<0.001$ ）（图 2: C）； LS 小枝重与总叶重的异数生长指数为 0.70（95% CI=0.40-1.23），显著小于 1.0（ $P=0.071$ ）（图 2: E），4 个研究地区的小枝重与总叶重均呈异数生长关系，即小枝重的增加速率大于总叶重。而 LC 小枝重与总叶重的异数生长指数为 0.89（95% CI=0.49-1.59），与 1.0 无显著差异（ $P=0.119$ ）（图 2: D），呈等速生长关系。

表 3 不同地区小枝与总叶片生物量分配的 SMA 分析
Table 3 Biomass allocation between different provenances of SMA analysis

地点	纬度	异速指数	95%置信区间	相关系数	显著水平
Site	Latitude	Allometric	95% CIs	R^2	P
	(°)	exponent			
桂平市	23.52	0.81	(0.52-1.28)	0.56	0.005
GP					
金秀县	24.14	0.77	(0.64-0.93)	0.93	<0.001
JX					
永福县	25.20	0.74	(0.53-1.03)	0.77	<0.001
YF					
灵川县	25.64	0.89	(0.49-1.59)	0.23	0.119
LC					
龙胜县	25.89	0.70	(0.40-1.23)	0.29	0.071
LS					



A. 桂平小枝重与总叶重之间的异速生长关系；**B.** 金秀小枝重与总叶重之间的异速生长关系；**C.** 永福小枝重与总叶重之间的异速生长关系；**D.** 灵川小枝重与总叶重之间的等速生长关系；**E.** 龙胜小枝重与总叶重之间的异速生长关系。

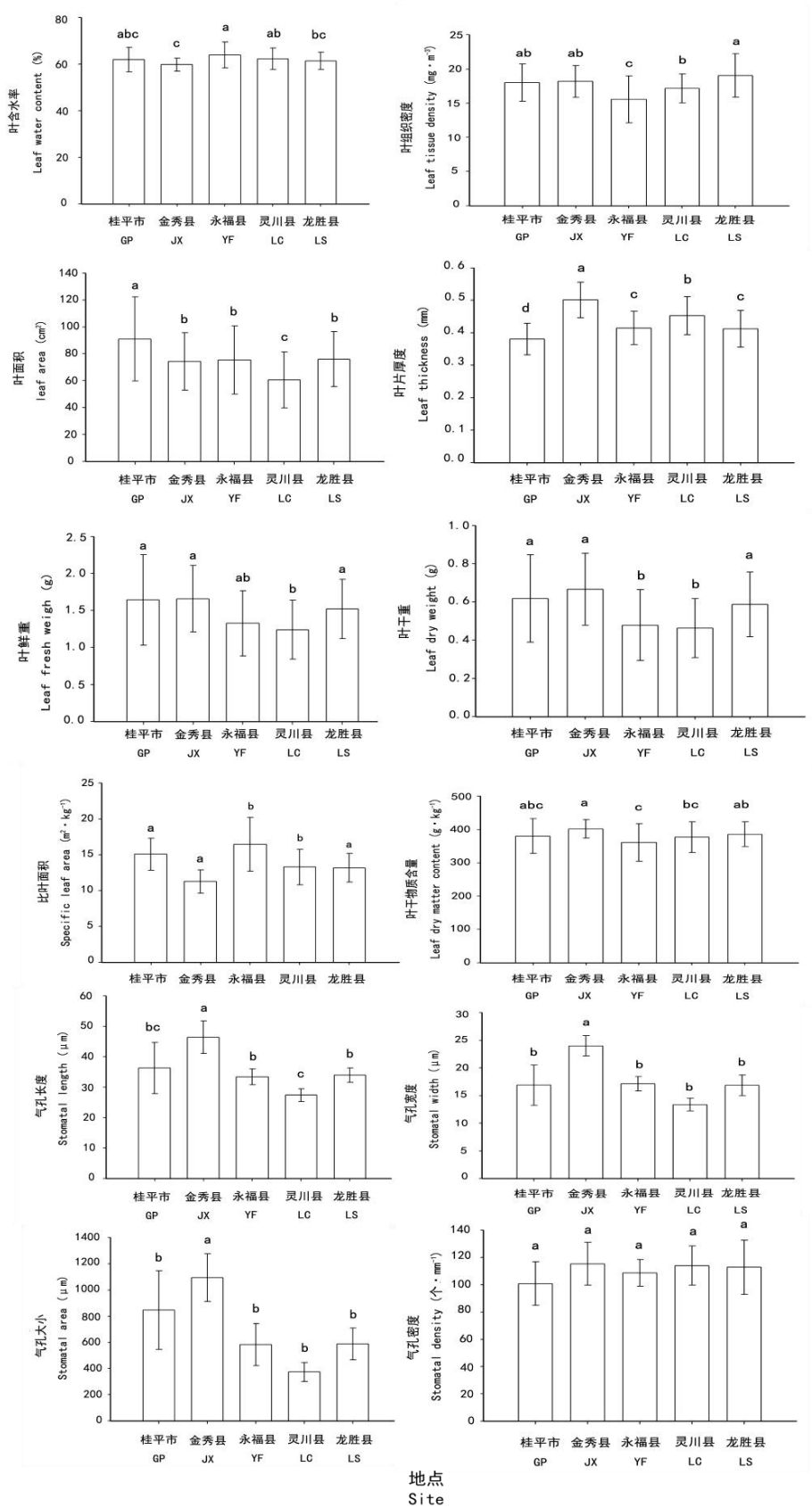
A. Allometric relationships among the twig mass and total leaf mass of Guiping; **B.** Allometric relationships among the twig mass and total leaf mass of Jinxiu; **C.** Allometric relationships among the twig mass and total leaf mass of Yongfu; **D.** Isometric relationships among the twig mass and total leaf mass of Lingchuan; **E.** Allometric relationships among the twig mass and total leaf mass of Longsheng.

图2 小枝干重与总叶片干重之间的生长关系

Fig. 2 Relationships among the twig biomass and total leaf mass

2.2 不同纬度地区观光木功能性状差异比较

方差分析表明，不同纬度地区观光木的叶重、叶面积、比叶面积、叶含水率、气孔大小等呈显著差异，气孔密度差异不显著。由图（3）可知，从南向北随着纬度的上升：叶面积、叶鲜重、叶干重呈逐渐降低的趋势；叶厚度、叶干物质含量、气孔长、气孔大小、气孔密度呈逐渐上升的趋势；比叶面积、叶含水率、气孔宽先增大后减小，总体呈逐渐减低的趋势；叶组织密度先减小后增大。



注：同列不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

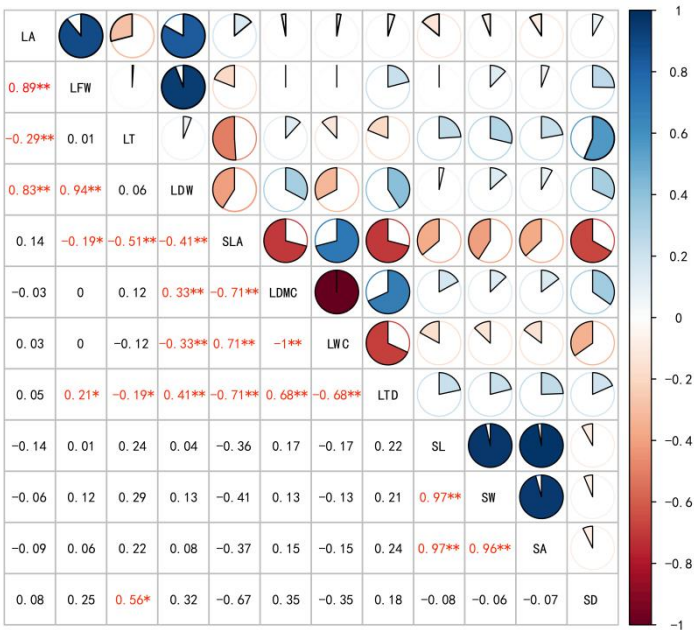
Note: Different letters in the same column meant significant difference at 0.05 level.

图 3 不同纬度观光木叶功能性状变化规律

Fig. 3 Differences of leaf functional traits of *Tsoongiodendron odorum* from different latitudes

2.3 观光木各功能性状间的相关性

对不同纬度地区的观光木的功能性状进行相关分析结果表明，叶面积与叶鲜重、叶干重呈显著正相关，与叶厚度呈显著负相关；比叶面积与叶含水率呈显著正相关，与叶干物质含量、叶组织密度、气孔密度、叶厚度呈显著负相关；气孔大小与气孔长度、气孔宽度呈显著正相关；叶干物质含量与叶含水率呈极显著负相关，达到极值。



*显著相关($P<0.05$), **极显著相关($P<0.01$)。下同。圆形顺时针方向代表正相关，逆时针方向代表负相关，填充面积越大，表示其相关性越强，未被填充的圆形则表示无相关性。**LA.** 叶面积；**LFW.** 叶鲜重；**LT.** 叶厚度；**LDW.** 叶干重；**SLA.** 比叶面积；**LDMC.** 叶干物质含量；**LWC.** 叶含水率；**LTD.** 叶组织密度；**SL.** 气孔长；**SW.** 气孔宽；**SA.** 气孔大小；**SD.** 气孔密度。

* indicates significant correlation ($P<0.05$), ** indicates extremely significant correlation($P<0.05$). The same below.The clockwise direction of the circle represents positive correlation, and the counterclockwise direction represents negative correlation. The larger the filled area, the stronger the correlation. The unfilled circle means no correlation. **LA .** Leaf area; **LFW.** Leaf fresh weight; **LT.** Leaf thickness; **LDW.** Leaf dry weight; **SLA.** Specific leaf area; **LDMC.** Leaf dry matter content; **LWC.** Leaf water content; **LTD.** Leaf tissue density; **SL.** Stomata length; **SW.** Stomatal width; **SA.** Stomatal area; **SD.** Stomatal density.

图 4 观光木功能性状间的相关性系数矩阵图

Fig. 4 Matrix plot of correlation coefficient among functional traits of *Tsoongiodendron odorum*

2.4 观光木叶功能性状与环境因子的关系

对 CCA 结果进行蒙特卡罗检验，其显著性为 0.001，说明排序的结果可以接受环境因子对植物功能性状的解释量，但只是 7 个环境因子综合分析的结果，并不代表每个环境因子都对功能性状具有显著影响，因此需要对环境变量进一步预选，经计算对观光木功能性状具有显著影响的依次是坡度、年均温（表 4）。

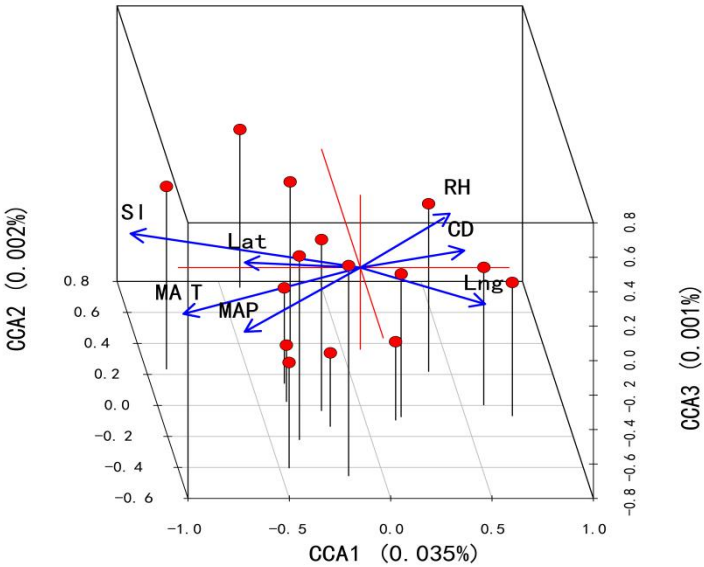
表 4 环境因子与观光木功能性状的显著性

	CCA1	CCA2	R ²	Pr(>r)
SI	-0.919	0.394	0.591	0.004**
MAT	-0.901	-0.435	0.537	0.016*
Lat	-.0791	0.612	0.188	0.291
CD	0.890	0.436	0.186	0.300
Lng	0.920	-0.393	0.173	0.344
MAP	-0.997	0.072	0.135	0.451
RH	0.980	0.198	0.118	0.502

注：CCA1 和 CCA2 两列所对应的值是环境因子箭头与排序轴夹角的余弦值，表示环境因子与排序轴的相关性；R²表示环境因子对物种分布的决定系数，R² 越小，表示该环境因子对植物功能性状影响越小；Pr 表示显著性。**SI.** 坡度；**MAT.** 年均温；**RH.** 相对湿度；**Lat.** 纬度；**Lng.** 经度；**MAP.** 年均降水量；**CD.** 郁闭度。

Note: The values corresponding to the two columns of CCA1 and CCA2 are the cosine value of the angle between the arrow of the environmental factor and the sort axis, indicating the correlation between the environmental factor and the sort axis; R² represents the determination coefficient of the environmental factor on the species distribution, and the smaller the R² the environment factors have less influence on plant functional traits; Pr means significance. **SI.** Slope; **MAT.** Mean annual temperature; **RH.** Relative humidity; **Lat.** Latitude; **Lng.** Longitud; **MAP.** Mean annual precipitation; **CD.** Crown density.

CCA 的三维排序图显示（图 5），坡度是影响观光木功能性状的最显著变量；年平均温度对观光木功能性状也具有显著影响；年均降水量和相对湿度对植物功能性状具有一定的强度的影响，但不起显著作用；经度和纬度的对植物功能性状影响较小。



注：CCA 三维排序图箭头的长度表示变量的强度，括号中表示每个轴解释的百分比方差。SI 为坡度；MAT

为年均温；RH. 相对湿度；Lat. 纬度；Lng. 经度；MAP. 年均降水量；CD. 郁闭度。

Note: The length of the arrow in the CCA three-dimensional sorting chart indicates the strength of the variable, and the brackets indicate the percentage variance explained by each axis. S. Slope; MAT. Mean annual temperature; RH. Relative humidity; Lat. Latitude; Lng. Longitude; MAP. Mean annual precipitation; CD. Crown density.

图 5 观光木叶功能性状与生长地环境因子的 CCA 三维排序图

Fig. 5 Three-dimensional CCA ordination plot of leaf functional traits and growth site environmental factors of *Tsoongiodendron odorum*

3 讨论与结论

3.1 小枝生物量分配策略

不同纬度地区中，观光木当年生小枝重与总叶重除 LC 地区呈等速生长关系外，其余研究地区均呈异速生长关系，且随着纬度上升异速指数逐渐减小，即在研究区内随纬度上升，生物量分配更多趋于小枝构建，研究结果与前人研究植物各器官（叶、茎、根）年增加速率保持恒定的规律不一致（Sun et al., 2006）。这可能是观光木分布地接近河岸所致，使其可获得充足的水分和养分，叶片蒸腾散失的水分能得到迅速补充，生物量分配更加倾向小枝构建，河岸附近长年受到风力以及人为等因素的影响，小枝需要更多生物量的投资以应对大叶片受到风力、重力、人为因素等的影响（Niinemets et al., 2007）。而在 LC 地区观光木当年生小枝重与总叶重呈等速生长关系，与前人研究一致（孙蒙柯等，2018）。由于 LC 地区观光木处饮用水源保护区，其自然环境相对稳定且能得到较好的保护，该地区可能是更适宜观光木生长的生境。因此，当小枝生物量在有限的条件下，植物更倾向选择构建小枝以达到最优经济分配效率（Moles & Westoby, 2000）。在不同生境中，观光木通过增大对叶和小枝的投资，体现植物为避开遮阴的限制，对有限资源的权衡以满足植物生长（卢艺苗等，2019），有利于构建群落的稳定性和植物的共存性。

3.2 不同纬度地区的主要叶功能性状的表现特征

观光木种群分布区域广泛，自然生长地的立地与气候环境差异必然会导致种群在生理生态特性方面的分化，使叶片性状存在显著差异（Roscher et al., 2018）。经过长期对当地生境的适应，处于不同生境的同种物种会形成不同的地理种源（安海龙等，2015）。观光木功能性状表现相对不稳定，可能是由于不同纬度地区水热条件差异所致，使其生物量在小枝的分配权衡和资源利用效率也存在差异，导致最能直观表现叶片形态结构的叶面积、叶重发生较大变化。不同研究地区观光木叶面积、叶重、比叶面积、叶干物质含量、气孔大小等均呈显著差异，这可能是其对自然生长地环境影响较为敏感，导致小枝与叶片生物量的分配不均，也表明观光木具有较强的叶片形态可塑性以应对地理环境变化（陈嘉静等，2019）。气孔属性主要与水分利用效率和蒸腾作用以及光合速率有关（Franks et al., 2017），不同环境因子对气孔属性的影响不同，如光照、干旱胁迫下使植物叶片气孔属性发生变化（Jiang et al., 2011; Yoo et al., 2013），本研究发现气孔密度差异不显著，原因可能是研究地水源、光源充足，气孔密度对外界因子变化的响应相同。从南向北随着纬度的上升，由于水热条件的降低使植物变现倾向小枝生物量投资的偏好，导致叶片的生物量逐渐减少，最终使叶面积、叶鲜重、叶干重呈逐渐降低的趋势，与龙嘉翼等（龙嘉翼等，2018）研究一致；叶厚度、叶干物质含量、气孔长、气孔大小、气孔密度呈逐渐上升的趋势，与倪隆康等（倪隆康等，2019）研究一致，反映植物面对环境胁迫，通过增强对水分和养分的保存能力和增强光合速率和水分利用效率以应对叶片生物量丧失。

3.3 主要叶功能性状间关系

比叶面积反映植物对不同生长环境的适应特征和获取外界碳水资源的能力（韦兰英和上官周平，2008），叶组织密度与植物水分维持策略和抵抗外界伤害的能力有关（施宇 et al., 2011），叶干物质含量表征植物对养分的保存能力（Chai et al., 2017）。本研究中，比叶面

积与叶组织密度和叶干物质含量存在极显著的负相关,与戚德辉、郑颖、郭茹等(郑颖等, 2014; 郭茹等, 2015; 戚德辉等, 2015) 人研究一致,表现出比叶面积-叶组织密度和比叶面积-叶干物质含量间的权衡关系,反映观光木通过对叶片形态结构改变以适应不同纬度环境。叶含水率与比叶面积呈显著正相关,与叶干物质含量呈显著负相关,与段媛媛等(段媛媛等, 2017) 认为,叶含水率与比叶面积呈显著正相关,与叶干物质含量呈显著负相关一致,表明生长在水源和养分充足地区的观光木的叶含水量能保持在相对稳定水平且养分能及时更替,使叶片有较高的资源利用效率。叶厚度与比叶面积呈显著负相关,与前人研究一致(Roa-Fuentes et al., 2015),这种以减少叶片厚度碳构建而增加叶片面积碳投资的策略,可以增加植物对水分、养分和光等资源的利用率,可提高光合作用能力(郑芬等, 2020)。气孔密度与叶片厚度呈显著正相关,与比叶面积呈显著负相关,说明叶片厚度的增大时使叶片细胞体积相应变化,植物需要相应的使气孔密度的增加来权衡这一变化,且能更高效的利用资源,提高光合速率最终使比叶面积减小,与前人研究的较高气孔密度往往代表较高气孔导度和光合速率一致(Hetherington & Woodward, 2003; Drake et al., 2013),这种权衡关系调控了植物气孔属性对生长环境长期的适应性进化(Franks et al., 2009)。

3.4 功能性状与研究地环境因子的关系

CCA 分析表明,观光木叶功能性状与自然生长地的坡度、年均温具有显著相关性,可以认为观光木叶功能性状主要受年均温和坡度的影响。纬度对植物性状不存在显著相关性,其主要通过影响降水与温度的变化,间接地影响植物功能性状(何念鹏等, 2018b),本研究 5 个自然生长地中,从南向北呈明显的纬度梯度分布,观光木叶片功能性状呈现出一定的纬度格局,这与孟婷婷等(孟婷婷等, 2007) 研究结果一致,水热变化能直接影响植物的生理生态特征。

坡度对观光木功能性状的影响最为显著,坡度的差异影响微生境的空间变异和其对植物功能性状的筛选,前人的研究表明,坡度越大环境条件越恶劣,土壤含水量低、土壤矿化严重,而坡度较低时有相对高的土壤营养资源和土壤含水量(刘旻霞和马建祖, 2013)。坡度大的地区积温少,同时坡度影响坡面径流冲刷强度,坡度越大,土壤水分和养分流失量越多而含量越低;坡度和坡向的组合决定植物能够接受的光照强度和面积。总体而言,5 个自然生长地由于坡度的差异,使观光木对其营养元素和有机质含量吸收效率不同,从而影响植物的功能性状,当坡度较大时,植物倾向于长出较厚的叶子来抵御由于冲刷引起的水分和养分流失(丁佳等, 2011),同时调节比叶面积和叶干物质含量的关系,从而提高植物体内养分保存能力。年均温与植物叶功能性状呈显著相关性,与 Kamiyama 等(Kamiyama et al., 2014) 研究一致。这可能是观光木小枝在水热条件好的条件下生物量能更多向叶片分配,且水热条件充足时植物叶片水分能保持相对稳定且养分能及时更替,使叶片有较高的资源利用效率;也表明观光木可以通过改变叶片形态和生理特征来适应高温环境、降低蒸腾强度防止体内水分散失,维持正常的生理代谢活动,与孟婷婷(孟婷婷等, 2007)、孙坤(孙坤等, 2014) 研究一致。高纬度年均温较低地区植物叶片需要有更高的水分、气孔密度以及更好组织结构以应对环境胁迫和防止叶片水分散失;气温的变化是影响植物生长的重要因子(Costa et al., 2017),低温限制光合作用所需要的碳吸收以及重要元素在植物体内的流动,导致比叶面积、叶重变小;气孔属性与年均温呈显著相关性,可以推断当温度升高时,植物蒸腾作用加快,植物为了减少水分流失,使气孔关闭,是对胁迫环境的一种适应策略。也进一步说明观光木的生长、生存不仅取决于自身的生理特性,且与生长地地理环境因子间关系密切。年平均温度的显著贡献表明气候的重要性,更大意义描述了植物对温度变化的脆弱性,这可能在气候变化和全球气温上升的情况下产生负面影响,这也证明了气候异质性和植物功能性状之间的关键联系是正确的。

叶柄是叶片与枝条相互连接的关键部位,与小枝和叶片的生物量分配都有密切联系,探究生物量分配策略时叶柄应作为单独研究指标,本研究未将叶柄单独分开,结果可能会产生

偏差。本文由于选取的 5 个研究地近似分布于同一经线上, 且研究地海拔梯度差异不大, 所以仅选取纬度以及与温度和水分相关的环境因子进行研究。

参考文献

- AN HL, XIE QJ, LIU C, et al., 2015. Effects of water stress and provenance on leaf functional traits of *Salix gordejvii*[J]. *Sci Silv Sin*, 51(10): 75-84. [安海龙, 谢乾瑾, 刘超, 等, 2015. 水分胁迫和种源对黄柳叶功能性状的影响[J]. *林业科学*, 51(10): 75-84.]
- CHAI YF, ZHANG XF, YUE M, et al., 2017. Leaf traits suggest different ecological strategies for two *Quercus* species along an altitudinal gradient in the Qinling Mountains[J]. *J For Res*, 20(6): 501-513.
- CHEN JJ, YU H, XU CB, et al., 2019. Effects of provenance and common garden environment on leaf functional traits of *Machilus pauhoi* seedlings[J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 25(3): 648-654. [陈嘉静, 余华, 徐朝斌, 等, 2019. 种源与同质园环境对刨花楠幼苗叶功能性状的影响[J]. *应用与环境生物学报*, 25(3): 648-654.]
- CHEN K, YANG M, LIU SN, 2019. Effects of different lights on growth and photosynthetic physiological characteristics of *T. odorum* seedlings[J]. *J Beihua Univ(Nat Sci Ed)*, 20(4): 537-541. [陈凯, 杨梅, 刘世男, 2019. 不同光照对观光木幼苗生长及光合生理特性的影响[J]. *北华大学学报(自然科学版)*, 20(4): 536-541.]
- CHEN YT, XU ZZ, 2014. Review on research of leaf economics spectrum[J]. *Chin J Plant Ecol*, 38(10): 1135-1153. [陈莹婷, 许振柱, 2014. 植物叶经济谱的研究进展[J]. *植物生态学报*, 38(10): 1135-1153.]
- COLLINS CG, WRIGHT SJ, WURZBURGER N, 2016. Root and leaf traits reflect distinct resource acquisition strategies in tropical lianas and trees[J]. *Oecologia*, 180(4): 1037-1047.
- COSTA DS, CLASSEN A, FERGER S, et al., 2017. Relationships between abiotic environment, plant functional traits, and animal body size at Mount Kilimanjaro, Tanzania[J]. *PLoS One*, 12(3): e0174157.
- DAI L, GUO X, KE X, et al., 2020. Biomass allocation and productivity-richness relationship across four grassland types at the Qinghai Plateau[J]. *Ecol Evol*, 10(1): 506-516.
- DING J, WU Q, YAN H, et al., 2011. Effects of topographic variations and soil characteristics on plant functional traits in a subtropical evergreen broad-leaved forest[J]. *Biodivers Sci*, 19(02): 158-167. [丁佳, 吴茜, 闫慧, 等, 2011. 地形和土壤特性对亚热带常绿阔叶林内植物功能性状的影响[J]. *生物多样性*, 19(02): 158-167.]
- DRAKE PL, FROEND RH, FRANKS PJ, 2013. Smaller, faster stomata: scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance [J]. *J Exp Bot*, 64(2): 495-505.
- DUAN YY, SONG LJ, NIU SQ, et al., 2017. Variation in leaf functional traits of different-aged *Robinia pseudoacacia* communities and relationships with soil nutrients[J]. *Chin J Appl Ecol*, 28(1): 28-36. [段媛媛, 宋丽娟, 牛素旗, 等, 2017. 不同林龄刺槐叶功能性状差异及其与土壤养分的关系[J]. *应用生态学报*, 28(1): 28-36.]
- FRANKS PJ, BERRY JA, LOMBARDOZZI DL, et al., 2017. Stomatal function across temporal and spatial scales: Deep-time trends, Land-Atmosphere Coupling and Global Models[J]. *Plant Physiol*, 174(2): 583-602.
- FRANKS PJ, DRAKE PL, BEERLING DJ, 2009. Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus*[J]. *Plant, Cell Environ*, 32(12): 1737-1748.
- GUITTAR J, GOLDBERG D, KLANDERUD, et al., 2016. Can trait patterns along gradients

- predict plant community responses to climate change?[J]. *Ecology*, 97(10):2791-2801.
- GUO R, WEN ZM, WANG HX, et al., 2015. Relationships among leaf traits and their expression in different vegetation zones in Yanhe River basin, Northwest China[J]. *Chin J Appl Ecol*, 26(12): 3627-3633. [郭茹, 温仲明, 王红霞, 等, 2015. 延河流域植物叶性状间关系及其在不同植被带的表达[J]. *应用生态学报*, 26(12): 3627-3633.]
- GUO WH, WANG H, YU MK, et al., 2017. Latitude variation mechanism of leaf traits of *Metasequoia glyptostroboides* in eastern coastal China[J]. *Chin J Appl Ecol*, 28(3): 772-778. [郭卫红, 王华, 虞木奎, 等, 2017. 沿海地区水杉叶片性状的纬度变化机制[J]. *应用生态学报*, 28(3): 772-778.]
- HE NP, LIU CC, ZHANG JH, et al., 2018a. Perspectives and challenges in plant traits: From organs to communities[J]. *Acta Ecol Sin*, 38(19): 6787-6796. [何念鹏, 刘聪聪, 张佳慧, 等, 2018a. 植物性状研究的机遇与挑战: 从器官到群落[J]. *生态学报*, 38(19): 6787-6796.]
- HE NP, ZHANG JH, LIU CC, et al., 2018b. Patterns and influencing factors of traits in forest ecosystems: Synthesis and perspectives on the synthetic investigation from the north-east transect of eastern China (NETEC)[J]. *Acta Ecol Sin*, 38(18): 6359-6381. [何念鹏, 张佳慧, 刘聪聪, 等, 2018b. 森林生态系统性状的空间格局与影响因素研究进展——基于中国东部样带的整合分析[J]. *生态学报*, 38(18): 6359-6381.]
- HETHERINGTON AM, WOODWARD FI, 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change[J]. *Nature*, 424(6951): 901-908.
- JIANG CD, WANG X, GAO HY, et al., 2011. Systemic regulation of leaf anatomical structure, photosynthetic performance, and high-light tolerance in sorghum[J]. *Plant Physiol*, 155(3): 1416-1424.
- KAMIYAMA C, KATABUCHI M, SASAKI T, et al., 2014. Leaf-trait responses to environmental gradients in moorland communities: contribution of intraspecific variation, species replacement and functional group replacement[J]. *Ecol Res*, 29(4): 607-617.
- LIU MX, MA JZ, 2013. Feature variations of plant functional traits and environmental factor in south-and north-facing slope[J]. *Res Soil Water Conserv*, 20(1): 102-106. [刘旻霞, 马建祖, 2013. 阴阳坡植物功能性状与环境因子的变化特征[J]. *水土保持研究*, 20(01): 102-106.]
- LONG JY, ZHAO YM, KONG XQ, et al., 2018. Trade-offs between twig and leaf traits of ornamental shrubs grown in shade[J]. *Acta Ecol Sin*, 38(22): 8022-8030. [龙嘉翼, 赵宇萌, 孔祥琦, 等, 2018. 观赏灌木小枝和叶性状在林下庇荫环境中的权衡关系[J]. *生态学报*, 38(22): 8022-8030.]
- LU YM, WANG MT, CHEN XP, et al., 2019. Effects of the current-year shoot stem configuration on leaf biomass in different canopy heights of woody plants in evergreen broad-leaved forest in Jiangxi Province, China[J]. *Chin J Appl Ecol*, 30(11): 3653-3661. [卢艺苗, 王满堂, 陈晓萍, 等, 2019. 江西常绿阔叶林木本植物不同冠层高度当年生小枝茎构型对叶生物量的影响[J]. *应用生态学报*, 30(11): 3653-3661.]
- MENG TT, NI J, WANG GH, 2007. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning[J]. *Chin J Plant Ecol*, 31(1): 150-165. [孟婷婷, 倪健, 王国宏, 2007. 植物功能性状与环境与生态系统功能[J]. *植物生态学报*, 31(1): 150-165.]
- MOLES AT, WESTOBY M, 2000. Do small leaves expand faster than large leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage[J]. *Oikos*, 90(3): 517-524.
- NI LK, GU DX, HE W, et al., 2019. Research advances in plant ecological adaptability in karst area[J]. *Chin J Ecol*, 38(7): 2210-2217. [倪隆康, 顾大彤, 何文, 等, 2019. 岩溶区植物生

- 态适应性研究进展[J]. 生态学杂志, 38(7): 2210-2217.]
- NIINEMETS Ü, PORTSMUTH A, TENA D, et al., 2007. Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportional scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy[J]. *Ann Bot*, 100: 283-303.
- NIU SL, CLASSEN AT, LUO YQ, 2018. Functional traits along a transect[J]. *Funct Ecol*, 32(1): 4-9.
- OSNAS JLD, LICHSTEIN JW, REICH PB, et al., 2013. Global leaf trait relationships: mass, area, and the leaf economics spectrum[J]. *Science*, 340(6133): 741-744.
- OU B, PENG L, LIAO CX, et al., 2017. Study on cultivation techniques and quality grading indexes for seedlings of *Tsoongiodendron odorum*[J]. *S Chin For Sci*, 45(6): 30-32. [欧斌, 彭丽, 廖彩霞, 等, 2017. 观光木实生苗培育技术及苗木质量分级指标研究[J]. 南方林业科学, 45(6): 29-32.]
- PETTER G, WAGNER K, WANEK W, et al., 2015. Functional leaf traits of vascular epiphytes: vertical trends within the forest, intra- and interspecific trait variability, and taxonomic signals[J]. *Funct Ecol*, 30(2): 188-198.
- QI DH, WEN ZM, YANG SS, et al., 2015. Trait-based responses and adaptation of *Artemisia sacrorum* to environmental changes[J]. *Chin J Appl Ecol*, 26(7): 1921-1927. [戚德辉, 温仲明, 杨士俊, 等, 2015. 基于功能性状的铁杆蒿对环境变化的响应与适应[J]. 应用生态学报, 26(7): 1921-1927.]
- ROA-FUENTES LL, TEMPLER PH, CAMPO J, 2015. Effects of precipitation regime and soil nitrogen on leaf traits in seasonally dry tropical forests of the Yucatan Peninsula, Mexico[J]. *Oecologia*, 179(2): 585-597.
- ROSCHER C, SCHUMACHER J, LIPOWSKY A, et al., 2018. Functional groups differ in trait means, but not in trait plasticity to species richness in local grassland communities[J]. *Ecology*, 99(10): 2295-2307.
- SHI Y, WEN ZM, GONG SH, 2011. Comparisons of relationships between leaf and fine root traits in hilly area of the Loess Plateau, Yanhe River basin, Shaanxi Province, China[J]. *Acta Ecol Sin*, 31(22): 6805-6814. [施宇, 温仲明, 龚时慧, 2011. 黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化[J]. 生态学报, 31(22): 6805-6814.]
- SUN K, JIANG BY, ZHANG SH, et al., 2014. Study on the response of leaf size traits in *Hippophae tibetana* Schlecht with precipitation and temperature[J]. *J NW Norm Univ (Nat Sci Ed)*, 50(6): 71-76. [孙坤, 蒋碧玉, 张世虎, 等, 2014. 西藏沙棘叶片性状对水热条件的响应研究[J]. 西北师范大学学报(自然科学版), 50(6): 71-76.]
- SUN MK, CHENG L, WANG MT, et al., 2018. Twig biomass allocation of woody species in evergreen broad-leaf forest, Wuyi Mountain[J]. *Chin J Ecol*, 37(6): 1815-1823. [孙蒙柯, 程林, 王满堂, 等, 2018. 武夷山常绿阔叶林木本植物小枝生物量分配[J]. 生态学杂志, 37(6): 1815-1823.]
- SUN S, JIN D, SHI P, 2006. The leaf size-twig size spectrum of temperate woody species along an altitudinal gradient: an invariant allometric scaling relationship[J]. *Ann Bot*, 97(1): 97-107.
- WARTON DI, WEBER NC, 2002. Common slope tests for bivariate errors-in-variables models[J]. *Biom J*, 44(2): 161-174.
- WARTON DI, WRIGHT IJ, FALSTER DS, et al., 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry[J]. *Biol Rev Camb Philos Soc*, 81(2): 259-291.
- WEI LY, SHANGGUANG ZP, 2008. Relation between specific leaf areas and leaf nutrient contents of plants growing on slopelands with different farming-abandoned periods in the Loess

- Plateau[J]. *Acta Ecol Sin*, 28(6): 2526-2535. [韦兰英, 上官周平, 2008. 黄土高原不同退耕年限坡地植物比叶面积与养分含量的关系[J]. *生态学报*, 28(6): 2526-2535.]
- WENG E, FARRIOR CE, DYBZINSKI R, et al., 2017. Predicting vegetation type through physiological and environmental interactions with leaf traits: evergreen and deciduous forests in an earth system modeling framework[J]. *Glob Change Biol*, 23: 2482-2498.
- YANG DM, MAO LC, PENG GQ, 2011. Within-twig biomass allocation in evergreen and deciduous broad-leaved species: Allometric scaling analyses[J]. *Bull Bot Res*, 31(4): 472-477. [杨冬梅, 毛林灿, 彭国全, 2011. 常绿和落叶阔叶木本植物小枝内生物量分配关系研究: 异速生长分析[J]. *植物研究*, 31(4): 472-477.]
- YOO CY, PENCE HE, JIN JB, et al., 2010. The *Arabidopsis* GTL1 transcription factor re-regulates water use efficiency and drought tolerance by modulating stomatal density via transrepression of SDD1[J]. *Plant Cell*, 22(12): 4128-4141.
- ZHENG F, LI ZJ, QIU ZJ, et al., 2020. Effects of understory light on functional traits of evergreen broad-leaved forest saplings in Nanling Mountains, Guangdong Province[J]. *Acta Ecol Sin*, 40(13): 4516-4527. [郑芬, 李兆佳, 邱治军, 等, 2020. 广东南岭天然常绿阔叶林林下光环境对林下幼树功能性状的影响[J]. *生态学报*, 40(13): 4516-4527.]
- ZHENG Y, WEN ZM, SONG G, et al., 2014. The influence of environment and phylogenetic background on variation in leaf and fine root traits in the Yanhe River catchment, Shaanxi, China[J]. *Acta Ecol Sin*, 34(10): 2682-2692. [郑颖, 温仲明, 宋光, 等, 2014. 环境及遗传背景对延河流域植物叶片和细根功能性状变异的影响[J]. *生态学报*, 34(10): 2682-2692.]
- ZIRBEL CR, BASSETT T, GRMAN E, et al., 2017. Plant functional traits and environmental conditions shape community assembly and ecosystem functioning during restoration[J]. *J Appl Ecol*, 54(4): 1070-1079.